

Distribución espacial, estructura de tamaños y reproducción de *Astrophytum ornatum* (Cactaceae)

Spatial distribution, size structure and reproduction of *Astrophytum ornatum* (Cactaceae)

Verónica Zepeda[1], Jordan Golubov[2], María C. Mandujano[1,3],

1 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología, Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Laboratorio de Genética y Ecología, Apdo. postal 70-275, 04510 Cd. Mx., México.
2 Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco, Departamento El Hombre y su Ambiente, División de Ciencias biológicas y de la Salud, Calzada del Hueso 1100, Colonia Villa Quietud, Coyoacán 04960 Cd. Mex., México.
3 Autor para la correspondencia: mcmandu@ecologia.unam.mx

Citar como:
Zepeda, V., J. Golubov y M. C. Mandujano. 2017. Distribución espacial, estructura de tamaños y reproducción de *Astrophytum ornatum* (Cactaceae). Acta Botanica Mexicana 119: x-x. DOI:

Recibido: 14 de marzo de 2012.
Revisado: 20 de julio de 2012.
Aceptado: 28 de octubre de 2016.

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: La familia Cactaceae tiene el mayor número de especies listadas en riesgo de extinción, pero la información biológica y poblacional de estas especies, necesaria para determinar su riesgo poblacional y su estatus de conservación en las listas rojas, es escasa o insuficiente. El estatus de *Astrophytum ornatum* es vulnerable, pero su situación ecológica no ha sido evaluada, por lo que no se conoce exactamente cuál es su condición local y regional. El objetivo de este estudio fue estimar algunos de los factores que influyen en el mantenimiento de sus poblaciones y aportar información que permita establecer su estatus de conservación.

Métodos: En este trabajo se analizó la estructura poblacional, el patrón de distribución espacial y la reproducción de *A. ornatum* en una población remanente localizada en Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

Resultados clave: *Astrophytum ornatum* tiene un patrón de distribución espacial agregado, similar a otras especies que requieren nodrizas o grietas y rocas que les proporcionan sombra. La mayoría de sus individuos se concentran en las primeras categorías de tamaño, 34% son reproductivos, las plantas grandes presentan un mayor número de estructuras reproductivas (botones, flores, frutos) y un menor número promedio de semillas por fruto.

Conclusiones: La población estudiada presenta un potencial de crecimiento ya que su estructura poblacional tiene la forma típica de especies con reclutamiento frecuente. Dicha estructura poblacional, la alta densidad y la presencia de plantas pequeñas sugieren que la población está en buenas condiciones; sin embargo, no se observó reclutamiento de plántulas y hay una alta mortalidad en todas las clases de tamaño, además los riesgos para esta población son la cercanía a núcleos de población humana y a bancos de materiales. La evaluación global sugiere que se considera la especie como amenazada.

Palabras clave: Cacteae, distribución espacial, especie amenazada, Lista Roja, nodriza.

Abstract:

Background and Aims: The family Cactaceae possesses the largest number of species listed as endangered, but biological information as well as ecological studies are needed to assess the conservation status of cacti and apply guidelines to include or exclude species from red lists. *Astrophytum ornatum* has a status of vulnerable, but its ecological situation has not been evaluated, so its local and regional status is unknown. The aim of this study was to determine factors influencing the maintenance of their populations to provide information to establish their conservation status

Methods: We analyzed the population structure, spatial distribution pattern and reproduction of *A. ornatum* in one remnant population in Cadereyta de Montes, Querétaro, Mexico.

Key results: The species has an aggregated spatial distribution pattern, which suggests an interaction with nurse species or cracks and rocks that provide shade. Individuals are concentrated in the first size categories, 34% were reproductive, large plants have a greater number of reproductive structures but with less seeds per fruit in comparison to medium-sized plants.

Conclusions: The studied population has a potential to growth because its population structure displays the typical form of species with common recruitment. The remaining population of *A. ornatum* is in good condition; however, the risks posed to the locality are its proximity to human settlements and sand banks. Global assessment suggests that the *A. ornatum* should be considered a threatened species.

Key words: Cacteae, nurse plants, Red List, spatial distribution pattern, threatened species.

Introducción

Las cactáceas tienen características biológicas y ecológicas que las hacen vulnerables a diversos factores de perturbación natural y antropogénica, se presentan en áreas de distribución restringida, y están limitadas a ambientes muy específicos. La familia Cactaceae comprende aproximadamente 2000 especies, y en México se registran alrededor de 850 en 55 géneros (Rzedowski, 1978; Anderson, 2001; Guzmán et al., 2003), por lo que es considerado el centro más importante de diversificación de cactáceas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Hernández y Godínez (1994) calculan que el grado de endemismo de las especies es del orden de 78% y de género, de 73%. Los miembros de esta familia ocupan el primer lugar en la lista de la Convención sobre Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES, 2011) y en la International Union for Conservation of Nature (IUCN, 2016). Aproximadamente 260 especies de cactáceas mexicanas están en la Lista Roja (Sánchez-Mejorada, 1987 a,b; Hunt, 1999; Martínez-Ávalos, 2007; IUCN, 2016), 44 de éstas (si bien en realidad son 40, ya que 4 son sinónimos) están en el Apéndice I y toda la familia está en el Apéndice II de CITES (Guzmán et al., 2003; Arias et al., 2005; CITES, 2011; 2016). En el listado de la Norma Oficial Mexicana se registran 260 taxa debido a que es una de las familias que más se detecta en el comercio nacional e internacional con origen silvestre (Glass, 1998; Arias et al., 2005; SEMARNAT, 2010).

Entre los factores reportados que hacen a las cactáceas vulnerables a diferentes tipos de perturbación humana destacan los siguientes:

(i) Tienen tasas anuales de crecimiento individual y poblacional muy lentas (Jordan y Nobel, 1982; Zavala-Hurtado y Díaz-Solís, 1995; Suzán et al., 1998; Mandujano et al., 2001; Jiménez-Sierra et al., 2007).

(ii) Presentan patrones de distribución agregados relacionados con la asociación de nodricismo con rocas y/o plantas que proveen condiciones microclimáticas adecuadas para el establecimiento y la supervivencia de las plántulas (Turner et al., 1969; Jordan y Nobel, 1982; McAuliffe, 1984; Nobel, 1989; Suzán et al., 1994; 1998; Mandujano et al., 1998; Leirana y Parra, 1999), por lo que sin la protección de una cubierta vegetal o de una roca adecuada no se observa reclutamiento.

(iii) El tamaño y la estructura de tallas de las poblaciones tienden a fluctuar marcadamente a través del tiempo y los juveniles son escasos (Martínez-Ávalos et al., 1993, Mandujano et al., 2001).

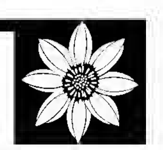
(iv) La fragmentación del hábitat dada por actividades agrícolas, desarrollos urbanos, pecuarios y turísticos (Martínez-Ávalos et al., 1993; 1994; Zavala-Hurtado y Díaz-Solís, 1995; Suzán, 1997; Brys et al., 2005).

(v) Marcada mortalidad de las plantas propiciada por el pastoreo por ganado caprino, vacuno y equino (Jordan y Nobel, 1982; Suzán, 1997; Huerta y Escobar, 1998; Jiménez-Sierra et al., 2007).

(vi) Sobrecolecta de ejemplares como recurso alimenticio para poblaciones humanas y por la colecta ilícita como plantas de ornato (Huerta y Escobar, 1998; Mandujano et al., 1998; Robbins 2003; Jiménez-Sierra et al., 2007; Martínez-Peralta y Mandujano, 2009). Por ejemplo, Robbins (2003) reporta que durante los últimos años se han colectado ilegalmente más de 60 especies de cactáceas mexicanas, principalmente especies de los géneros *Astrophytum* Lemaire, *Ariocarpus* Scheidweiler y *Turbinicarpus* (Backeb.) Buxb. & Backeb.

Los factores mencionados son presiones negativas para las especies de cactáceas que conllevan la reducción de las poblaciones. Se sabe que bajas densidades poblacionales pueden llevar al fracaso en la reproducción sexual en sus poblaciones (Schemske et al., 1994; Suzán et al., 1994; 1998; Leirana y Parra, 1999; Martínez-Peralta y Mandujano, 2011).

A pesar de que se han realizado esfuerzos para la protección de algunas especies de cactáceas, muchas de ellas continúan siendo altamente vulnerables debido a que los planes de conservación y manejo no cuentan



con información base sobre la biología de sus poblaciones y su viabilidad reproductiva (Esparza-Olguín et al., 2002; Mandujano et al., 2007). Debido a esta situación, es necesario obtener información sobre diversos aspectos ecológicos de las especies amenazadas a fin de contar con un panorama general de su estado actual de conservación (Palmer, 1987; Schemske et al., 1994). Algunos de estos aspectos ecológicos incluyen el patrón de distribución espacial, la estructura de tamaños de la población y la reproducción de los individuos. Por un lado, el patrón de distribución espacial refiere la relación que existe entre la especie y su ambiente (Krebs, 1985). La estructura de tamaños dentro de las poblaciones proporciona información sobre su composición en términos del sexo, la edad o tamaño y la reproducción de los individuos. Además, permite inferir si el reclutamiento en condiciones naturales ha ocurrido recientemente y sobre atributos de su historia de vida (Stearns, 1992; Caswell, 2001; Mandujano et al., 2001; 2007).

Los atributos de historias de vida son los caracteres relacionados con el crecimiento, la supervivencia y la reproducción, entre los que se encuentran las tasas de crecimiento corporal, el tamaño o la edad en el que se alcanza la madurez sexual y el número y tamaño de los vástagos producidos. El principio de asignación de los recursos sustenta que los organismos disponen de una cantidad finita de recursos que deben asignar entre los procesos fundamentales de crecer, sobrevivir y reproducirse (esfuerzo reproductivo), de tal manera que el número de descendencia viable que puedan aportar a las siguientes generaciones sea el mayor posible (Cody, 1966; Stearns, 1992). Por ello, el análisis de la reproducción contribuye a conocer los factores que podrían afectar el reclutamiento de los individuos (Álvarez et al., 2004). Godínez-Álvarez et al. (2003) reportan que existe información ecológica para menos de 30 especies de cactáceas, lo cual contrasta con las aproximadamente 2000 especies descritas en la familia. En este sentido, dada la carencia de estudios sobre ecología de poblaciones de este grupo, el presente trabajo pretende contribuir al conocimiento de las especies del género *Astrophytum*. El objetivo es evaluar la estructura poblacional, el patrón de distribución espacial y la reproducción de *Astrophytum ornatum* (DC.) Britton & Rose en una localidad en Cadereyta, Querétaro, México, como una medida del estado de conservación de la especie. Esta población es considerada como la más abundante en las pocas localidades que aún se conservan de la especie (Sánchez, 2006; Sánchez-Martínez et al., 2006).

Materiales y métodos

Área de estudio

La investigación se llevó a cabo en la localidad de Agua Salada en el municipio de Cadereyta de Montes (20.691°N, 99.819°W), ubicado en la parte central del estado de Querétaro, México. Presenta una vegetación de tipo matorral xerófilo, clasificado como matorral submontano (SPP, 1986; Zamudio et al., 1992), donde las especies identificadas más conspicuas fueron *Agave difformis* A. Berger, *Bursera schlechtendalii* Engl., *Cylindropuntia imbricata* (Haw.) DC., *Ephedra compacta* Rose, *Jatropha dioica* Sessé ex Cerv., *Karwinskia mollis* Schlecht., *Mimosa aculeaticarpa* Ortega, *Mimosa depauperata* Benth. y *Prosopis laevigata* (H. B. ex Willd.) Johnst. En esta zona predomina el clima de tipo semiseco templado con lluvias en verano (BS_1kw) de la clasificación de Köppen modificada por García (1988), con temperatura mínima promedio de 12 ºC y una máxima promedio de 19.4 ºC, la temperatura media anual es de 16 ºC. La precipitación mínima promedio es de 309.3 mm y la máxima de 789.5 mm, la media anual es de 480 mm (SPP, 1986).

Especie estudiada

Astrophytum ornatum es una cactácea endémica de México, comúnmente conocida con los nombres de piojosa, biznaga algodoncillo o liendrilla. Desde el punto de vista de su comercialización es importante, principalmente por su atractivo ornamental, basado en las variaciones de los tricomas del tallo, la forma espiralada o recta de éste y su flor grande de color amarillo que aparece con precocidad (i.e., la reproducción sexual se inicia en plantas pequeñas (Arias, 1989)). El tallo es al principio esférico y después

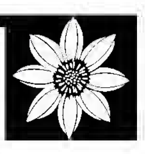
columnar. La epidermis es de color verde claro, oscuro o grisáceo con estigmas más o menos abundantes. Presenta 8 costillas rectas o espiraladas (Gómez-Sánchez, 2001). La flor es diurna, solitaria y nace en la zona apical de la planta. El fruto es globoso, semiseco, con dehiscencia apical. La semilla es navicular, de 2.5 a 3.1 mm de largo y de 1.5 a 1.7 mm de espesor (Arias, 1989). Presenta dos periodos de floración, de marzo a junio (primavera) y de agosto a septiembre (verano), y dos periodos de fructificación, de julio a septiembre y de enero a febrero. Es una especie con síndrome de polinización entomófila con vectores comúnmente del orden Hymenoptera (Arias, 1989; Zamudio et al., 1992). Se desarrolla en los matorrales desértico micrófilo y rosetófilo, presentándose también en el matorral submontano, crasicaule y en ciertas formaciones del tipo del bosque tropical caducifolio o matorral espinoso. Presenta afinidad por los lugares con humedad dentro de los cañones fluviales. Es una especie calcícola con apego por las calizas y lutitas de edades geológicas cretácicas. Se concentra en laderas de pendientes medias a pronunciadas, con mayor abundancia en la parte inferior; los suelos son someros (10 a 70 cm de profundidad) y pedregosos, de tipo Regosol calcárico, Litosol y Feozem (Arias, 1989; Ortega, 2004).

Respecto a la distribución geográfica de *Astrophytum*, se considera como un género endémico de México (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995; Anderson, 2001). Anderson (2001) reconoce conservadoramente cuatro especies, *Astrophytum asterias* (Zucc.) Lem., *A. capricorne* (A. Dietr.) Britton & Rose, *A. myriostigma* Lem. y *A. ornatum*. *Digitostigma caput-medusae* Velazco-Macias & Nevaréz ha sido incluida dentro del género. Todas las especies de *Astrophytum* tienen actualmente el estatus de amenazadas, y *A. asterias* en peligro (SEMARNAT, 2010). En particular, *Astrophytum ornatum* ha sido considerada históricamente como una especie queretano-hidalguense (Sánchez, 2006). Arias (1989) reconoce a *A. ornatum* como una especie endémica de México, cuya distribución se extiende en dirección Sureste-Noroeste, casi paralela a la Sierra Madre Oriental, ocupando los valles y barrancas de Hidalgo, Querétaro y Guanajuato (20º30'10" y 21º18'40"N y entre 98º21'10" y 100º30'10"W). En los últimos 10 años se ha reportado la presencia de *A. ornatum* más hacia el Norte, en las cuencas del río Santa María, abarcando las porciones más septentrionales de Guanajuato y los territorios inmediatos de la parte media-sur del estado de San Luis Potosí (Bárcenas, 1999). Biogeográficamente es importante por ser la especie de distribución más meridional del género *Astrophytum* (Arias, 1989; Vázquez Lobo et al., 2015; Carrillo-Angeles, et al., 2016).

Censo y mapeo de los individuos

En el sitio de estudio se establecieron dos parcelas permanentes para muestrear a la población; la primera con una dimensión de 16 × 30 m ubicada a los 20º53'7.6"N y 99º41'29.7"W, la cual presentaba 20º de inclinación; la segunda de 30 × 40 m ubicada a los 20º52'50.6"N y 99º41'29.7"W con 10º de inclinación; ambas a 1856 m s.n.m. La elección de las parcelas se hizo después de recorridos intensivos en la localidad donde se reporta la ubicación de la población de *A. ornatum,* y a la accesibilidad al sitio; ya que la pendiente y el sustrato de roca suelta impiden el acceso a algunos de ellos. Además, en las zonas planas solamente quedan cultivos o matorrales dominados por *Mimosa aculeaticarpa* (uña de gato) y no se observó a ningún individuo de *A. ornatum.* La población de *A. ornatum* se considera remanente, debido a que la distribución de la especie ha quedado relegada a zonas inaccesibles, que no pueden transformarse para aprovechamientos agrícolas y cuya pendiente dificulta el paso del ganado caprino (Sánchez, 2006; Sánchez-Martínez et al., 2006).

En cada parcela se realizó el censo de los individuos por dos años consecutivos (2008 y 2009). Cada individuo fue etiquetado con alambre y chaquiras de vidrio para indicar una serie numérica y a cada uno de éstos se le midió, con ayuda de vernier y flexómetro, el diámetro en la parte más ancha de la planta y la altura en centímetros. Con estos datos se estimó el tamaño medido como el volumen del cactus utilizando la fórmula:



$$V=(\pi \times r^2)\, h$$

donde V es el volumen (cm^3), r es el radio (diámetro/2 (cm)) y h la altura (cm). Posteriormente, la población se dividió en una categoría de semillas y 7 categorías de volumen para determinar la estructura de tamaños de la población (Caswell, 2001; Zepeda et al., 2013), y se compararon mediante una prueba de chi-cuadrada para evaluar si había diferencias en el número de individuos por categoría en los años de estudio. Las semillas de más de un año de edad tienen la capacidad de germinar hasta en 70%, por lo que se considera que tienen el potencial de formar un banco de semillas (Zepeda et al., 2013).

Patrón de distribución espacial

Con el fin de determinar qué patrón de distribución presenta *A. ornatum*, los individuos que se encontraban en las parcelas de estudio se localizaron en un mapa, usando un sistema de coordenadas polares. Para ello, en ambas parcelas se tomó un punto de referencia y se midió el ángulo y la distancia, por medio de una brújula y cinta métrica, hacia el individuo más cercano y después de ese individuo al siguiente y así sucesivamente para posteriormente transformar esos datos en coordenadas *x, y* (Cuadro 1).

La prueba de Hopkins se usó para analizar el patrón de distribución espacial de los individuos de la población muestreada (Krebs, 1985). Este análisis trabaja con el estadístico h, que se calcula como:

$$h=\Sigma\, (X_i^2)/\, \Sigma\, (r_i^2)$$

donde X_i es la distancia de un punto aleatorio i al individuo más cercano y r_i es la distancia de un organismo aleatorio i al vecino más cercano. El estadístico h se distribuye como una F con $2n$ grados de libertad en el numerador y lo mismo en el denominador, donde n para los grados de libertad es el número de puntos muestreados al azar. Si los organismos se encuentran agregados, la distancia de un punto al azar al organismo más cercano será mayor que la distancia entre individuos cercanos. Lo contrario ocurre si el patrón espacial es uniforme. Así, la prueba de F de dos colas, en la cual cuando h es muy pequeña, indica con certeza estadística que el patrón espacial es uniforme. El índice del patrón de distribución (I_H) con un intervalo de variación de 0 a 1 puede ser estimado por:

$$I_H= h/1+h= \Sigma\, (X_i^2)\, /\, \Sigma(X_i^2) + \Sigma\, (r_i^2)$$

Este índice se aproxima a la unidad conforme se incrementa la agregación y a cero cuando la uniformidad es máxima. Bajo la hipótesis nula de aleatoriedad, el índice del patrón de distribución es de 0.5 (Krebs, 1985).

Fecundidad

La fecundidad de los individuos agrupados en cada categoría de tamaño se calculó a partir de una colecta de un total de 55 frutos de plantas diferentes. Se obtuvieron de 6 a 9 frutos completos para estimar el número de semillas en cada una de las diferentes categorías de tamaño. Colectamos un fruto por individuo en 29 plantas (36 frutos dentro de las parcelas). Para aumentar la muestra se colectaron 19 frutos completos, en 15 plantas localizadas fuera de las parcelas de estudio. A las plantas fuera de las

Cuadro 1: Fórmulas usadas para transformar sistema de coordenadas polares (ángulos y distancias entre individuos) en coordenadas *x, y*.

Coordenadas	*X*	*y*
Planta 1 (valores arbitrarios para partir de este punto)	$x_1=0$	$y_1=0$
Planta 2	$x_2=x_1+Sen(ángulo \times distancia)$	$y_2=y_1+Cos(ángulo \times distancia)$
Planta *n*	$x_{n+1}=x_n+Sen(ángulo \times distancia)$	$y_{n+1}=y_n+Cos(ángulo \times distancia)$

parcelas se les midió el tamaño para asignar la producción de semillas al tamaño correspondiente. La muestra de frutos se colectó en julio de 2008 y los censos del número de estructuras reproductivas (botones, flores, frutos) por planta reproductiva se hicieron durante las temporadas reproductivas (28 de febrero y 16 de julio de 2008). En cada planta dentro de las parcelas se contabilizó el número de frutos totales; el número de frutos por planta reproductiva fue multiplicado por el número promedio de semillas que contenían. El total de semillas por planta de cada clase de tamaño fue sumado para todas las plantas y dividido entre el número de plantas analizadas para la clase de tamaño. En esta forma, la medida de esfuerzo reproductivo incluye la producción de las estructuras reproductivas y el número de semillas promedio por individuo, que pertenece a cada clase de tamaño. La cantidad de frutos y semillas que produjeron los individuos reproductivos fue comparada mediante análisis lineales generalizados (GLIM) del tipo Poisson, con ajuste de sobredispersión, con el programa JMP versión 10 (SAS Institute, 2007).

Mortalidad

La probabilidad de muerte se estimó a partir de los censos poblacionales realizados en 2008 y 2009. La probabilidad de mortalidad en cada categoría de tamaño del ciclo de vida se calculó de la siguiente manera: $m_i = 1 - p_x$, donde m_i es la probabilidad de mortalidad en la clase *i* y p_x es la suma de probabilidades de permanencia, retrogresión y crecimiento en cada categoría (Caswell, 2001). En el caso de las semillas, la probabilidad de mortalidad de las mismas se consideró el promedio de la proporción de semillas que en diversos ensayos de germinación germinan y el reclutamiento observado en campo (Zepeda et al., 2013).

Resultados

Patrón de distribución espacial

La densidad poblacional promedio de *A. ornatum* en la población estudiada fue de 0.22 ind/m², es decir de un individuo por cada 4.5 m² (Cuadro 2), con un total de 373 individuos. El índice de agregación obtenido para toda la población a partir de la prueba de Hopkins fue I_H=0.88 (*n*=40, *h*=7.46, $F_{0.01}$=0.588 y $F_{0.975}$=1.7 con 60 grados de libertad (*g.l.*) en el numerador y 120 *g.l.* en el denominador), por lo que se rechaza la hipótesis nula de aleatoriedad, determinando que *A. ornatum* presenta un patrón de distribución de tipo agregado (Fig. 1a y b).

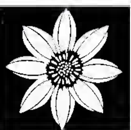
Cuadro 2: Densidad poblacional de *Astrophytum ornatum* (DC.) Britton & Rose en las dos parcelas de estudio localizadas en Cadereyta, Querétaro, México.

	Área m²	No. de individuos	Densidad ind/m²
Parcela 1	480	240	0.5
Parcela 2	1200	133	0.11
Total	1680	373	0.22

Estructura poblacional y reproducción

El ciclo de vida comprende una categoría del estado de semillas y siete categorías de tamaño (volumen en cm³, Fig. 2). El análisis de la distribución de frecuencias, sin considerar a las semillas, muestra que las categorías uno, tres y cuatro presentan un mayor porcentaje de individuos con respecto al resto. En el año 2008, 27.69% de los individuos se encontraba en la categoría tres (30.001-600 cm³), 19.62% en la categoría cuatro (600.001-2500 cm³) y 12.37% en la uno (no reproductivos, de 0.006-7cm³). Esta estructura no difirió significativamente en el año 2009 (χ^2=12.36, *g.l.*=6, *P*=0.0542; Fig. 2).

Solamente 34% del total de individuos son reproductivos. El promedio de flores por planta en la población (*N*=328 individuos en etapas reproductivas) es bajo (0.82 ± 1.6, desviación estándar (d.e.) flores/ind) con un rango amplio a nivel individual de 0 hasta 11 flores/ind. El número de frutos que en promedio produce un individuo reproductivo también es reducido (0.25 ± 1.02 d.e.) con un rango amplio de 0 a 10 frutos/ind. De acuerdo con el número de flores y frutos observados, el asentamiento de frutos (proporción de flores que forman frutos) fue de 31% en 2008 y de 2.5% en la temporada



A

B

Distancia (m)

Distancia (m)

Figura 1: Distribución de individuos de *Astrophytum ornatum* (DC.) Britton & Rose en Cadereyta, Querétaro, México. Panel superior muestra la Parcela 1; Panel inferior muestra la Parcela 2. Cada punto representa un individuo de la especie, localizados en el sitio de estudio en 2008.

reproductiva de 2009. El número de semillas por fruto es de 120 ± 49 d.e. y hay una amplia variación en el número de semillas que producen las plantas en las diferentes categorías de tamaño (Fig. 3, Cuadro 3). El esfuerzo reproductivo es mayor en cuanto al número de estructuras reproductivas (botones, flores y frutos) en las últimas tres categorías del ciclo de vida (Fig. 3). La producción de frutos difiere entre las categorías de tamaño (Cuadro 3, χ^2=12.85, *g.l.*=5, *P*=0.024; *n*=84 plantas reproductivas), donde los individuos de las categorías 6 y 7 son los que producen el mayor número de frutos (contraste de clases 2 a la 5 contra la 6 y 7, χ^2=4.92, *g.l.*=1, *P*=0.026). La producción de semillas también difiere entre las categorías de tamaño (Cuadro 3, χ^2=14.15, *g.l.*=5, *P*=0.014; *n*=84 plantas reproductivas), en este caso, las categorías dos y tres presentan un mayor número promedio de semillas por fruto (Fig. 3, Cuadro 3, χ^2=10.69, *g.l.*=1, *P*=0.0017).

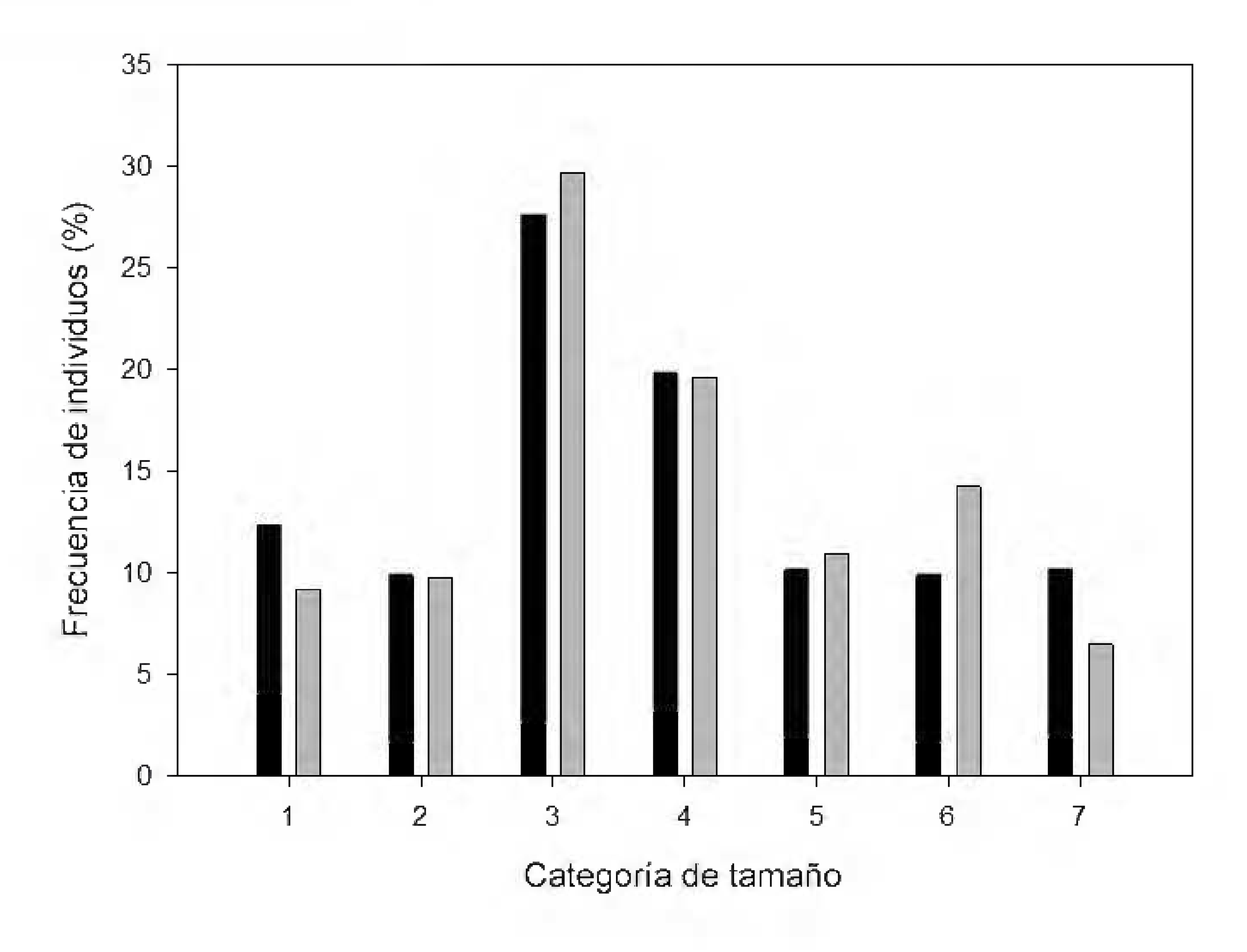


Figura 2: Estructuras poblacionales de *Astrophytum ornatum* (DC.) Britton & Rose observadas en una población localizada en Cadereyta, Querétaro, México. Barras negras corresponden al censo en el año 2008 (*N*=373 individuos) y las grises al de 2009 (*N*=337). Los intervalos de clase para las categorías de tamaño: 1=0.006-7 cm^3, 2=>7 ≤ 30 cm^3, 3=>30 ≤ 600 cm^3, 4=>600 => 2500 cm^3, 5=>2500 ≤ 4100 cm^3, 6=>4100 ≤ 9200 cm^3, 7=>9200 cm^3.

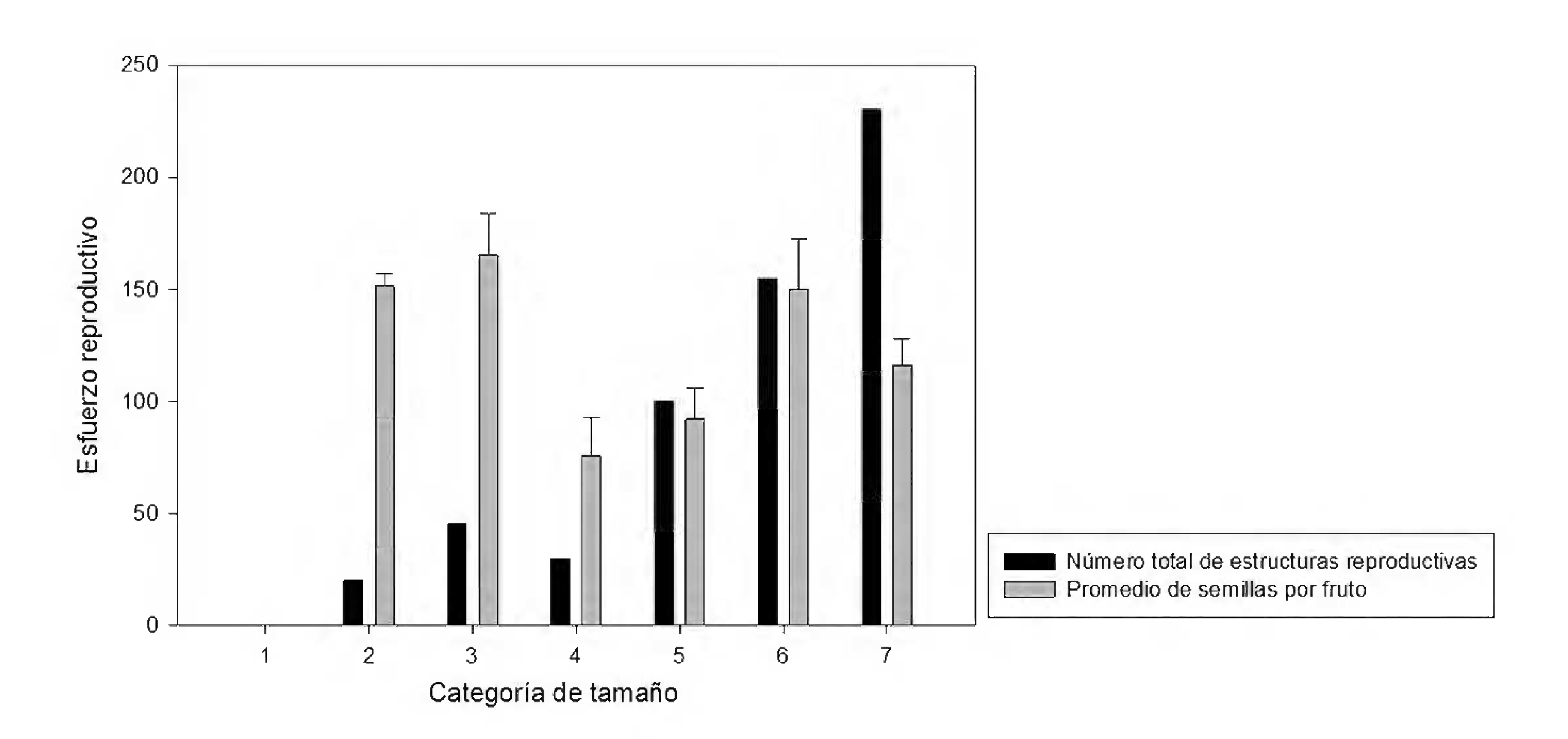
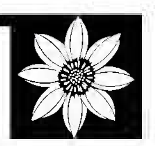


Figura 3: Distribución del esfuerzo reproductivo en términos del número de botones florales, flores y frutos, y promedio de semillas (± error estándar) por fruto de los individuos de *Astrophytum ornatum* (DC.) Britton & Rose; en cada una de las categorías de tamaño de las plantas (1=0.006-7 cm^3, 2=>7 ≤ 30 cm^3, 3=>30 => 600 cm^3, 4=>600 ≤ 2500 cm^3, 5=>2500 ≤ 4100 cm^3, 6=>4100 ≤ 9200 cm^3, 7=>9200 cm^3, volumen). Los datos de fecundidad corresponden a 2008.



Cuadro 3: Número de frutos y semillas per cápita (promedio ± desviación estándar) en los individuos reproductivos de *Astrophytum ornatum* (DC.) Britton & Rose de diferentes categorías de tamaño (1=0.006-7 cm^3, 2=>7 ≤ 30 cm^3, 3=>30 ≤ 600 cm^3, 4=>600 ≤ 2500 cm^3, 5=>2500 ≤ 4100 cm^3, 6=>4100 ≤ 9200 cm^3, 7=>9200 cm^3). Los individuos de la primera categoría no son reproductivos. Datos obtenidos en dos parcelas de estudio localizadas en Cadereyta, Querétaro, México, durante 2008 (*N*=número de individuos).

Categoría de tamaño	*N*	Número de frutos	Número de semillas
1	0		
2	2	2.5 (0.70)	188 (43.8)
3	5	2.2 (1.3)	276.5 (271.4)
4	14	2.1 (1.3)	50.9 (86.5)
5	19	2.7 (1.9)	36.6 (67.1)
6	22	2.9 (2.3)	31.25 (87.5)
7	22	4.1 (3.5)	71.1 (145.2)

En el censo correspondiente al año 2009 no se encontró reclutamiento de plántulas y se observó mortalidad en todas las categorías de tamaño. Las primeras categorías presentan una mayor probabilidad de mortalidad, la cual va disminuyendo en aquellas con individuos de mayor tamaño. La categoría de semillas presentó el valor más alto (0.72), seguido de la categoría uno (0.26) y las categorías siete (0.13) y dos (0.11) (Fig. 4).

Discusión

El tamaño y la dinámica de las poblaciones de *A. ornatum* no son conocidos en conjunto. Arias (1989) estimaba que aún existen varias poblaciones estables, aunque se aprecia un deterioro general de las mismas. No obstante, varias poblaciones se han perdido (Sánchez, 2006; Sánchez-Martínez et al., 2006). Según lo observado por Ortega (2004) en individuos de *A. ornatum* en la zona de la Presa de Zimapán, Hidalgo, México, se producen 17 frutos viables por año en esa población. Éstos a su vez producen en promedio 42 (± 24.2 d.e.) semillas por fruto, mientras que el porcentaje de germinación reportado es de 56%. En el caso de la población estudiada en Cadereyta, encontramos tres veces más frutos producidos y semillas que lo reportado para la especie en otras poblaciones (Arias, 1989). Sin embargo, el asentamiento (fruit set, proporción de flores que pasan a formar fruto) de frutos es de los más bajos que se han registrado si se le compara con lo reportado para otras especies de cactáceas, porque el promedio estimado es de 75% (Mandujano et al., 2010). Aunado a ello, como las semillas son la única forma de dispersión de la especie y se ha detectado granivoría por parte de hormigas del género *Iridomyrmex* que se alimentan de éstas, principalmente de su funículo después de que ha ocurrido la dehiscencia (Arias, 1989), deben ser pocas las semillas que pueden llegar a establecerse.

El establecimiento de las semillas en *A. ornatum* sigue la relación de nodriza protegido, es decir, ocurre bajo la protección de arbustos, huecos en las rocas o bajo plantas adultas a las que se agregan, en donde se reduce la temperatura y la radiación (Arias, 1989; Ortega, 2004; Zepeda et al., 2013). El patrón de distribución espacial agregado es común en especies que presentan asociación nodriza protegido, porque las zonas favorables para el establecimiento se reducen a las que aportan la protección contra los factores abióticos y bióticos (Jordan y Nobel, 1982; Godínez-Álvarez et al., 2003; Mandujano et al., 2007).

Arias (1989) confirma que el desarrollo inicial de los individuos de la especie es lento y comprueba que en la mayoría de las poblaciones estudiadas existen reemplazos en la población. Además, menciona que, durante sus recorridos en campo, en 16 de las 19 localidades valoradas, se presentan plántulas e individuos inmaduros. Ortega (2004) menciona que *A. ornatum* mantiene su crecimiento en forma globosa hasta los 15 a 25 cm y posteriormente se desarrolla como columnar. Diez localidades estudiadas durante el año 2005 por el personal del Jardín Botánico Regional de Cadereyta, en el centro de Querétaro, arrojaron tamaños poblacionales pequeños (menos de 50 individuos por localidad), pero en todas se encontraron plántulas (Sánchez, 2006; Sánchez-Martínez et al., 2006), por lo que la población que estudiamos es actualmente la más grande que queda de la especie. García-Manjares et al. (2008) indican, en un estudio realizado en la Barran-

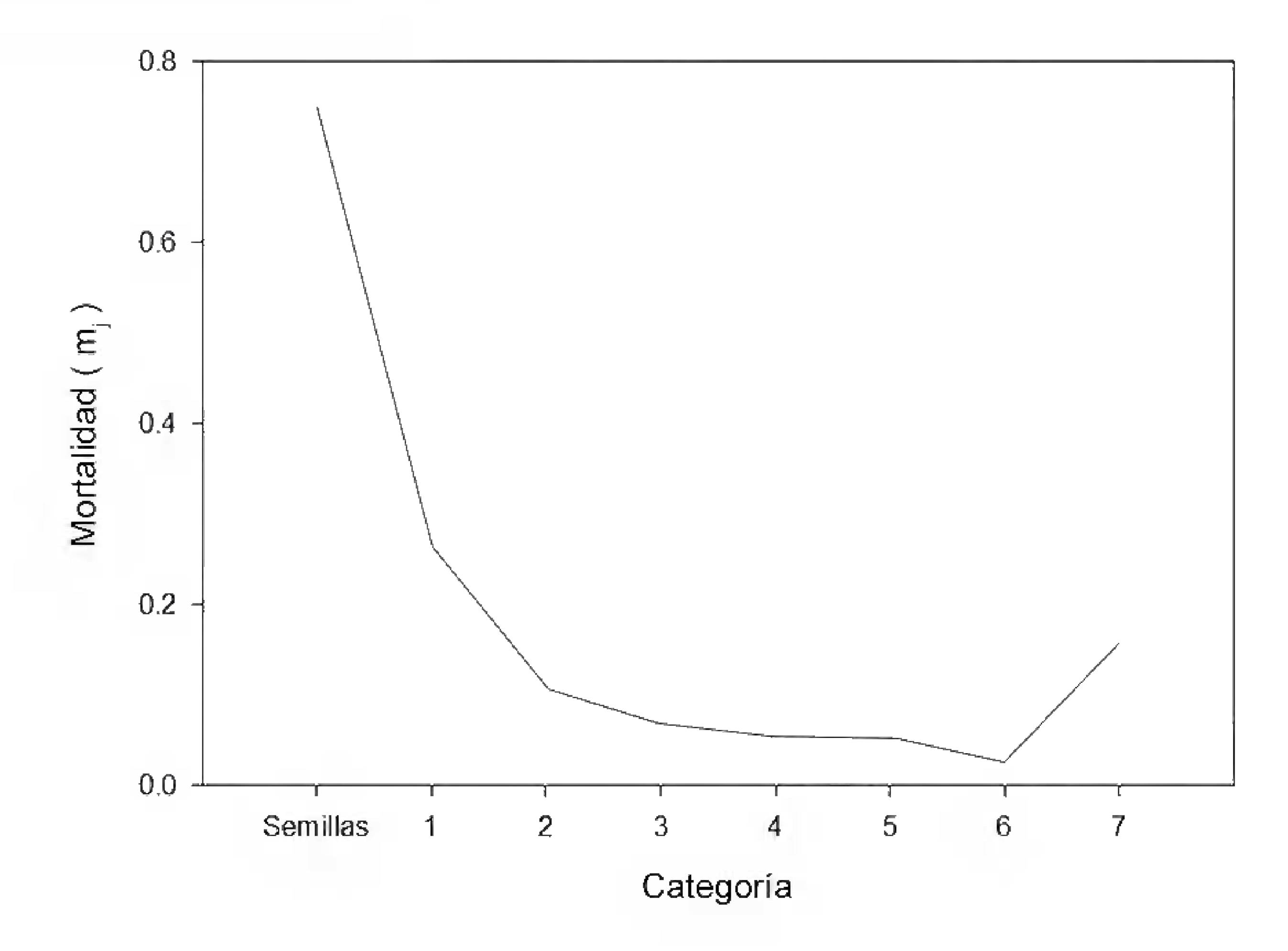
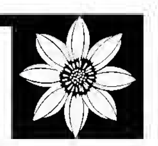


Figura 4: Probabilidades de mortalidad de los individuos de *Astrophytum ornatum* (DC.) Britton & Rose de acuerdo a su categoría de estado de desarrollo y tamaño, 1=0.006-7 cm^3, 2=>7 $\leq$ 30 cm^3, 3=>30 $\leq$ 600 cm^3, 4=>600 $\leq$ 2500 cm^3, 5=>2500 $\leq$ 4100 cm^3, 6=>4100 $\leq$ 9200 cm^3, 7=>9200 cm^3.

ca de Metztitlán, que las alturas de los individuos oscilan entre 1 y 119 cm, lo que implica reclutamiento reciente. El intervalo de altura con mayor frecuencia difiere entre las poblaciones de *A. ornatum,* en una fue de 50 a 60 cm y en la otra de 30 a 40 cm. En el caso de la población de Cadereyta, encontramos que la categoría de los más pequeños ocupa el tercer lugar en frecuencia de individuos, donde la altura registrada de *A. ornatum* en la clase 1 de volumen fue de 0.2 a 2 cm y se registraron casi 40 plantas, por lo que la estructura poblacional sugiere que sí ha habido reclutamiento. Sin embargo, en los dos años de este estudio no se registraron plántulas recién establecidas en la población de *A. ornatum*; lo que sugiere que es necesaria una observación estrecha de los procesos de reclutamiento, porque las plantas pueden mantenerse en el mismo estado de desarrollo por varios años, en este caso, como juvenil o plántula (Caswell, 2001).

La estructura de tamaños observada en una población ayuda a comprender los procesos históricos y probablemente actuales que determinan la dinámica poblacional de una especie. Así, la forma de estructura poblacional refleja el reclutamiento de varios años atrás, aunque no podemos datar cuándo sucedió. La variedad de estructuras poblacionales que se pueden encontrar en la naturaleza es resultado de diferencias entre la producción de semillas, la tasa de germinación, la formación de bancos de semillas, el crecimiento anual dado por abundancia o escasez de recursos, el crecimiento clonal, la supervivencia y la fecundidad de los individuos, dependiendo así de la interacción de todos estos procesos (Mandujano et al., 2001; Martínez-Ávalos, 2007).

En el caso de la población estudiada de *A. ornatum*, la alta proporción de individuos en las tres primeras categorías de tamaño sugiere que ha habido reclutamiento reciente. La forma de la curva de la estructura de tamaños de *A. ornatum* sugiere este patrón, como se ha reportado para otras especies perennes, ya que, por el contrario, la ausencia de ciertas tallas o la presencia de valles en las gráficas de estructura poblacional indican el reclutamiento escaso o en pulsos temporales (Mandujano et al., 2001; Godínez-Álvarez et al., 2003). La evidencia de reclutamiento concuerda con lo reportado para una población de la misma especie en Zimapán (Ortega, 2004) y otra en Meztitlán con tamaños poblacionales grandes (García-Manjares et al.,



2008), ambas en el estado de Hidalgo. Sin embargo, Arias (1989) reporta en dos de tres poblaciones de *A. ornatum* estudiadas en la zona árida queretano-hidalguense una relación inversa a la mencionada anteriormente, lo cual sugiere que las poblaciones pequeñas no presentan reclutamiento.

La época reproductiva de *A. ornatum* es larga, extendiéndose de noviembre a mayo. En este estudio se observó que solo 34% de los individuos de la población son reproductivos y que se presentan una mayor cantidad de estructuras reproductivas (botones florales, flores y frutos) en las últimas categorías de la estructura de tamaños, pero, en promedio, un mayor número de semillas por fruto en las primeras categorías reproductivas (dos y tres). Esto refleja que la historia de vida de la especie en la localidad de estudio tiene una asignación de recursos diferencial en las distintas categorías del ciclo de vida. La historia de vida de un organismo puede definirse como la historia evolutiva de las características que componen su ciclo de vida, las cuales sintetizan los procesos de reproducción, crecimiento y supervivencia, y determinan su adecuación en el ambiente que habita (Cody, 1966; Stearns, 1992). En el caso de la especie de estudio y bajo el contexto descrito anteriormente, si los individuos de mayor tamaño asignan más recursos a la producción de estructuras reproductivas entonces, el tamaño de los frutos disminuirá, mientras que en las categorías en las que en promedio se producen menor número de estructuras reproductivas, la asignación de recursos estará enfocada a producir frutos de mayor tamaño y por lo tanto una mayor producción de semillas.

Los factores que condicionan el desarrollo natural de *A. ornatum* son principalmente de origen humano. El género entero sigue siendo predilecto de los coleccionistas. Particularmente esta especie atrae mucho interés debido, entre otros factores, a los nuevos hallazgos de poblaciones realizados durante el 2004 en la frontera guanajuatense-potosina que han permitido localizar formas intermedias entre *A. ornatum* y *A. myriostigma*. Las variaciones híbridas (consideradas variedades por los coleccionistas y en algunos tratados como especies) de *Astrophytum ornatum* (conocidas como *A. glabrescens*, *A. niveum*, *A. mirbelii* y *A. virens*) presentan una alta demanda en el mercado (Sánchez, 2006). El saqueo de plantas, plántulas y semillas podría estar activo en estas poblaciones por lo que es necesario un monitoreo permanente (Sánchez, 2006). Como ya se hizo evidente, la producción de frutos y semillas es muy baja y el reclutamiento no ocurre todos los años.

Los peligros originados localmente están también presentes y de ellos, el pastoreo caprino es frecuente, aunque no existen estudios que correlacionen la perturbación de este tipo de ganado con los disturbios de consecuencias para las poblaciones, en todo su ámbito de distribución (Arias, 1989). La carga animal aún en algunos sitios ya declarados como reservas ecológicas (Reservas de la Biosfera de Metztitlán y Sierra Gorda) es alta (Sánchez, 2006). Adicionalmente, existe desde varios años atrás un problema con los burros ferales que también destruyen las biznagas (SEMARNAP, 1999).

De acuerdo con la evaluación de la condición local de riesgo, *A. ornatum* es una especie relacionada con la Zona Árida Querétaro-Hidalguense que presenta especificidad de hábitat y se distribuye preferentemente en las cañadas de los ríos locales, y se asocia con el matorral micrófilo, rosetófilo y submontano de la región. Dada la extensión de los cauces de los ríos es posible que la especie encuentre sitios de resguardo para su establecimiento, pero algunos de ellos ya se encuentran muy deteriorados o amenazados por ser zonas de extracción del mármol y otros materiales (Sánchez-Martínez et al., 2006). Las poblaciones más numerosas se han registrado en sitios con mayor pendiente, como es el caso en este estudio. En poblaciones ubicadas en sitios de menor pendiente es notable el grado de deterioro que presentan ya que son dañadas por el sobrepastoreo, por la extracción de leña y de plantas de *A. ornatum*, y por el ganado equino (burros) (Sánchez-Martínez et al., 2006). Cabe señalar que en los dos años de estudio no se registró saqueo de plantas en los lugares censados, dada la dificultad para acceder al sitio y la cercanía a ejidos. En síntesis, es primordial que se preserve el hábitat relicto que mantiene la población de *A. ornatum*, dado que la información generada en esta investigación y en un estudio demográfico en el sitio indi-

can que es una población frágil, que presenta individuos reproductivos, la producción de semillas viables, pero su dinámica poblacional sugiere que tiende a decrecer, dado que en los años de estudio no se observó reclutamiento y se encontró baja precipitación (Zepeda et al., 2013). Se sabe que hay limitaciones de su muestreo y en especies perennes es deseable obtener información por periodos amplios de tiempo para incrementar la certidumbre de los resultados. No obstante, esta población es la más grande que se mantiene en la región, por lo que deben concretarse los esfuerzos para su preservación.

Contribución de autores

VZ y MCM plantearon el estudio. JG y MCM financiaron el proyecto. VZ, MCM y JG contribuyeron a la toma de datos en campo. VZ y MCM realizaron los análisis. Todos los autores colaboraron con la interpretación de los datos, desarrollo y revisión del manuscrito.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT, 221362) a MCM, y beca de estancia sabática del Programa de Apoyos para la Superación del Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México (PASPA-DGAPA-UANM) a MCM. Beca para conclusión de grado a VZ y financiamiento del proyecto CONACyT (CB 83790), y a la Beca de estancia sabática de CONACyT a JG.

Agradecimientos

Al Jardín Botánico Regional de Cadereyta “Ing. Manuel González de Cosío”, al Ing. Emiliano Sánchez y todo el personal, por el apoyo y las facilidades otorgadas. A M. en C. Ruth Chávez Martínez por ayuda en la descripción e identificación de la vegetación en el sitio de estudio. A los propietarios de los sitios en la localidad de Agua Salada, Cadereyta, Querétaro, México, por el permiso para hacer este estudio. Este trabajo se realizó en el Taller de Ecología terrestre y manejo de recursos bióticos, Facultad de Ciencias, UNAM. Dos revisores anónimos contribuyeron con sus comentarios para el mejoramiento del artículo.

Literatura citada

Álvarez, R., H. Godínez-Álvarez, U. Guzmán y P. Dávila. 2004. Aspectos ecológicos de dos cactáceas mexicanas amenazadas: implicaciones para su conservación. Boletín de la Sociedad Botánica de México 75: 7-16.

Anderson, E. F. 2001. The Cactus Family. Timber Press Portland. Oregon, USA. 776 pp.

Arias, S. 1989. Variación morfológica de *Astrophytum ornatum* (DC.) Web. (Cactaceae) en cuatro poblaciones de las zonas áridas queretana e hidalguense. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 75 pp.

Arias, S., U. Guzmán, M. C. Mandujano, M. Soto y J. Golubov. 2005. Las especies Mexicanas de Cactáceas en riesgo de extinción: una comparación entre los listados NOM-ECOL-2001 (México), la lista roja (UICN) y CITES. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 50(4): 100-125.

Bárcenas, R. T. 1999. Patrones de distribución de Cactáceas en el estado de Guanajuato. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 36 pp.

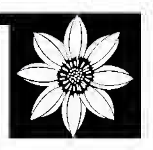
Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. Las Cactáceas de México. Vol. 2. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 404 pp.

Bravo-Hollis, H. y L. Scheinvar. 1995. El interesante mundo de las cactáceas. Fondo de Cultura Económica. México, D.F., México. 233 pp.

Brys, R., H. Jacquemyn, P. Endels, G. de Blusth y M. Hermy. 2005. Effect of habitat deterioration on population dynamics and extinction risks in a previously common perennial. Conservation Biology 19: 1633-1643. DOI: http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00216.x

Carrillo-Angeles, I. G., H. Suzán-Azpiri, M. C. Mandujano, J. Golubov y J. G. Martínez-Ávalos. 2016. Niche breadth and the implications of climate change in the conservation of the genus *Astrophytum* (Cactaceae). Journal of Arid Environments 124: 310-317. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.09.001

Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis and interpretation. Sinauer Associates. Sunderland, USA. 722 pp.



CITES. 2011. Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES). Ginebra, Suiza. http://www.cites.org/esp/app/appendices.shtml.

Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. Evolution 20: 174-184. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/2406571

Esparza-Olguín, L., T. Valverde y E. Vilchis-Anaya. 2002 Demographic analysis of a rare columnar cactus *(Neobuxbaumia macrocephala)* in the Tehuacan Valley, Mexico. Biological Conservation 103: 349-359. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00146-X

García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 252 pp.

García-Manjares, J., C. Jiménez-Sierra y M. L. Matias-Palafox. 2008. Demografía de *Astrophytum ornatum.* Congreso Mexicano de Ecología 2008 "La ecología mexicana en tiempos de cambio global", Mérida, Yucatán, 16 al 21 de noviembre de 2008. México.

Glass, C. 1998. Guía para la identificación de cactáceas amenazadas de México. Fideicomiso Fondo para la Biodiversidad, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, y CANTE. México, D.F., México.

Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. Botanical Review 69: 173-203. DOI: http://dx.doi.org/10.1663/0006-8101(2003)069[0173:DTITC]2.0.CO;2

Gómez-Sánchez, A. 2001. Enciclopedia ilustrada de los cactus y otras suculentas (descripción de las especies, hábitat y cuidados de cultivo). Floramedia. Barcelona, España. 224 pp.

Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila. 2003. Catálogo de Cactáceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 111 pp.

Hernández, H. M. y H. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento e las cactáceas mexicanas amenazadas. Acta Botanica Mexicana 26: 33-52. DOI: http://dx.doi.org/10.21829/abm26.1994.690

Huerta, M. F. M. y S. V. E. Escobar. 1998. Estatus ecológico actual de *Ferocactus histrix* (DC) Lindsay en los llanos de Ojuelos, Jalisco-Zacatecas. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 43(3): 57-64.

Hunt, D. 1999. CITES Cactaceae checklist. Royal Botanical Gardens Kew/Internacional Organization for Succulent Plant Study. Kew, UK. 315 pp.

IUCN. 2016. International Union for Conservation of Nature. Red List of Threatened Species. http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/search

Jiménez-Sierra, C., M. C. Mandujano y L. E. Eguiarte. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the Desert of Tehuacán, México at risk? Population projection matrix and life table response analysis. Biological Conservation 135: 278-292. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/s12231-010-9119-y

Jordan, P. W y P. S. Nobel. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment, and growth. Botanical Gazette 143: 511-517. DOI: http://dx.doi.org/10.1086/337329

Krebs, J. 1985. Ecología: Estudio de la distribución y abundancia. Harla. 2a ed. México, D.F., México. 753 pp.

Leirana, J. y V. Parra. 1999. Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri,* an endemic cactus of coastal Yucatán, México. Journal of Arid Environments 41: 421-428. DOI: http://dx.doi.org/10.1006/jare.1998.0490

Mandujano, M. C., C. Montaña, M. Franco, J. Golubov y A. Flores Martínez. 2001 Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. Ecology 82: 344-359. DOI: http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0344:IODAVI]2.0.CO;2

Mandujano, M. C., C. Montaña, I. Mendez y J. Golubov. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. Journal of Ecology 86: 911-921. DOI: http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00308.x

Mandujano, M. C., J. A. Verhulst, I. G. Carrillo-Angeles y J. Golubov. 2007. Population dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödeker (Cactaceae): Evaluating the status of a threatened species. International Journal of Plant Science 168: 1035-1044. DOI: 10.1086/519008.

Mandujano, M. C., I. G. Carrillo-Angeles, C. Martínez-Peralta y J. Golubov. 2010. Capítulo 10. Reproductive biology of Cactaceae. In: Ramawat, K. G. (ed.). Desert plants - biology and biotechnology. Springer. New York, USA. pp. 197-230.

Martínez-Ávalos, J. G. 2007. Dinámica poblacional del "falso peyote" *Astrophytum asterias* (Zucc) Lem. (Cactaceae), una especie amenazada del Noreste de México. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, Nuevo León, México. 107 pp.

Martínez-Ávalos, J. G., H. Suzán y C. A. Salazar. 1993. Aspectos ecológicos y demográficos de *Ariocarpus trigonus* (Weber) Schumann. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 38: 30-38.

Martínez-Ávalos, J. G., H. Suzán y C. A. Salazar. 1994. Aspectos ecológicos y demográficos de *Neolloydia pseudopectinata* (Backeberg) E. F. Anderson. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 39: 27-33.

Martínez-Peralta, C. y M. C. Mandujano. 2009. Saqueo en poblaciones naturales de *Ariocarpus*: el caso de *A. agavoides*. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 54: 60-62.

Martínez-Peralta, C. y M. C. Mandujano. 2011. Reproductive ecology of the endangered living rock cactus, *Ariocarpus fissuratus* (Cactaceae). The Journal of the Torrey Botanical Society 138(2): 145-155. DOI: http://dx.doi.org/10.3159/TORREY-D-10-00010.1

McAuliffe, J. R. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. Oecologia 64: 319-321. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/BF00379128

Nobel, P. S. 1989. Temperature, water availability, and nutrient levels at various soil depths - consequences for shallow-rooted desert succulents, including nurse plant effects. American Journal of Botany 76: 1486-1492. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/2444436

Ortega, V. R. A. 2004. Rescate y caracterización ecológica de especies vegetales en estatus crítico de conservación, en el área del proyecto hidroeléctrico Zimapán, México. Tesis de licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, México. 72 pp.

Palmer, M. E. 1987. A critical look at rare plant monitoring in the United States. Biological Conservation 39: 113-127. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/0006-3207(87)90029-2

Robbins, C. (ed.). 2003. Prickly Trade Trade and Conservation of Chihuahuan Desert Cacti. TRAFFIC North America. World Wildlife Fund. Washington, USA. 65 pp. http://wildtrade.org/files/TRAFFIC-2003-Robbins-Prickly-Trade.pdf

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D.F., México. 432 pp.

Sánchez, E. 2006. Ficha técnica de *Astrophytum ornatum*. Apuntes técnicos para el conocimiento de la situación de conservación de especies de la familia Cactaceae en el estado de Querétaro. Jardín Botánico Regional de Cadereyta "Ing. Manuel González de Cosío" Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro-Bases de datos SNIB-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Proyecto No. CK016. México.

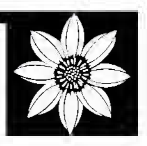
Sánchez-Martínez, E., R. J. Chávez-Martínez, J. G. Hernández-Oria y M. M. Hernández-Martínez. 2006. Especies de Cactaceae prioritarias para la conservación en la zona árida queretano-hidalguense. Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro. Querétaro, Querétaro, México.

SAS. 1989-2016. JMP® statistics and graphics guide, version 10. SAS Institute Inc. Cary, USA.

Schemske, D. W., B. C. Husband, M. H. Ruckelshaus, C. Goodwillie, I. M. Parker y J. G. Bishop. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. Ecology 75: 584-606. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/1941718

SEMARNAP. 1999. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Sierra Gorda, México. Secretaría del Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca. México, D.F., México.

SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial de la Federación. México, D.F., México. 78 pp. http://www.profepa.



gob.mx/innovaportal/file/3552/1/nom-059-semarnat-2010__30-dic-2010.pdf.

SPP. 1986. Síntesis geográfica nomenclatura y anexo cartográfico del estado de Querétaro. Secretaría de Programación y Presupuesto. México, D.F., México. 141 pp.

Stearns, S. C. 1992 The evolution of life histories. Oxford University Press. Oxford, UK. 249 pp.

Suzán, H. 1997. Análisis de viabilidad poblacional de *Ariocarpus trigonus*. I Congreso Nacional sobre Cactáceas. Programas y resúmenes. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México, México. p. 56.

Suzán, H., D. J. García, H. S. Álvarez, S. C. González, A. C. Juárez y N. M. Pazaron. 1998. Monitoreo de *Lophophora difusa,* cactácea endémica a la región árida de Querétaro. Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. México. p. 59.

Suzán, H., G. P. Nabhan y D. T. Patten. 1994. Nurse plant and floral biology of a rare night-blooming *Cereus, Peniocereus striatus* (Brandegee) F. Buxbaum. Conservation Biology 8: 461-470. DOI: http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.1994.08020461.x

Turner, R. M., S. M. Alcorn y G. Olin. 1969. Mortality of transplanted Saguaro Seedlings. Ecology 50: 835-844. DOI: http://dx.doi.org/10.2307/1933697

Vázquez Lobo, A., Aguilar Morales G., Arias S., Golubov J., Hernández-Hernández T. y M. C. Mandujano. 2015. Phylogeny and biogeographic history of the *Astrophytum* (Cactaceae). Systematic Botany 40(4): 1022-1030. DOI: http://dx.doi.org/10.1600/036364415X690094

Zamudio, S., J. Rzedowski, E. Carranza y G. Calderón de Rzedowski. 1992. La vegetación en el estado de Querétaro. Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro e Instituto de Ecología, A.C. Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, México. 92 pp.

Zavala-Hurtado, J. A. y A. Díaz-Solís. 1995. Repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cacti *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinski ex. Pfeiffer) Schumann (Cactaceae). Journal of Arid Environments 31: 21-31. DOI: http://dx.doi.org/10.1006/jare.1995.0045

Zepeda, V. N., M. C. Mandujano, F. Mandujano y J. Golubov. 2013. What can the demography of *Astrophytum ornatum* tell us of its endangered status? Journal of Arid Environments 88: 244-249. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.08.006